

ПОЛИМОРФИЗМ *PROTEOCEPHALUS EXIGUUS*
(CESTOIDEA : PROTEOCEPHALIDAE) —
МАССОВОГО ПАРАЗИТА СИГОВЫХ РЫБ

Е. П. Иешко, Л. В. Аникиева

Институт биологии Карельского филиала АН СССР, Петрозаводск

Проведено морфометрическое изучение цестоды *Proteocephalus exiguus*, паразитирующей в кишечнике сига (*Coregonus lavaretus* L.) и ряпушки (*Coregonus albula* L.). В работе рассматривается связь морфогенеза цестод с видовыми и биоморфологическими особенностями хозяев.

Цестода *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 широко распространена в пределах Палеарктики. Паразит отмечается повсеместно в ареале сиговых. Кроме *P. exiguus*, для них известен целый ряд и других видов протеоцефалюсов (*P. fallax*, *P. coregoni*, *P. albula* и др.), однако описание их сделано на небольшом фактическом материале. Сведений об изменчивости цестод рода *Proteocephalus* очень мало (Willemse, 1969).

Среди многообразных форм модификационной изменчивости гельминтов ведущее место занимает экологическая, так как именно условия, действующие на паразита непосредственно, определяют те или иные его параметры (Гагарин, 1972; Краснолобова, 1975; Ройтман, Казаков, 1977; Фрезе, 1977). Степень отличия смежных группировок может быть разной. Наличие четких границ наблюдается при резкой изоляции составляющих популяций, а также в условиях жесткой адаптации признаков по отношению к определенным специфическим условиям абиотической и биотической среды (Тимофеев-Ресовский, и др., 1973).

В задачу настоящей работы входило изучение характера изменчивости *P. exiguus* в зависимости от вида хозяина и его биоморфологических показателей. Материал собирали в октябре 1973 г. из сигов *Coregonus lavaretus* (L.) трех экологических форм: мелкого озерного многотычинкового сига оз. Сямозера, среднетычинкового оз. Каменного и крупного малотычинкового озерно-речного сига оз. Онежского и двух форм ряпушки *C. albula*: крупной (ас > 20 см) озер Урос и Вендорское и мелкой (ас < 20 см) Сямозера Карельской АССР. Причем крупная ряпушка оз. Урос отличается от ряпушки оз. Вендорское рядом биоморфологических показателей (Потапова и др., 1968).

Морфологию *P. exiguus* изучали на тотальных препаратах, окрашенных гематоксилином Караччи. Основное внимание уделяли прикрепительному аппарату, как наиболее изменчивому признаку цестод рода *Proteocephalus* (Фрезе, 1965). Одновременно учитывали размеры зрелых стробил и количество семенников. Статистическая обработка проводилась с использованием следующих параметров: \bar{X} — средняя арифметическая, x — ошибка средней, σ — квадратическое отклонение, v — коэффициент вариации, достоверность различий (t) определялась по Стьюденту (Рокитский, 1967).

Для оценки онтогенетической изменчивости и ее роли в морфогенезе цестод *P. exiguus* сравнили размеры сколекса и присосок плероцеркоидов и взрослых червей. Различия в средних значениях изучаемых признаков (t)

Т а б л и ц а 1

Изменчивость прикрепительного аппарата *P. exiguus* на разных стадиях развития (в мкм) из ряпушки оз. Урос

Статистические показатели	Размеры сколекса		Диаметр присосок	
	длина	ширина	боковой	апикальной
1. Плероцеркоиды				
<i>n</i>	50	50	56	50
Пределы	57—114	74—171	40.2—74.6	17.3—28.8
$\bar{X} \pm Sx$	89.4 ± 0.9	127 ± 1.8	57.0 ± 0.82	25.5 ± 0.16
σ	6.88	12.95	6.2	1.2
<i>v</i>	7.7	10.2	10.8	4.6
2. Взрослые черви				
<i>n</i>	50	50	54	50
Пределы	62.5—102.6	89.5—175	40.2—69	17.3—28.8
$\bar{X} \pm Sx$	91.0 ± 1.4	128 ± 1.6	55.7 ± 0.97	25.3 ± 0.49
σ	6.9	23.3	7.1	3.4
<i>v</i>	7.6	10.2	12.7	13.6
$t_1 - t_2$	0.96 *	0.41 *	1.02 *	0.38 *

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2, 3. * — различия недостоверны.

оказались недостоверными (табл. 1). Вариация (*v*) размеров сколекса и присосок плероцеркоидов колебалась от 4.6 до 10.8, у взрослых гельминтов — от 7.6 до 13.6. Следовательно, средние значения анализируемых признаков *P. exiguus* в ходе онтогенеза не изменяются, однако увеличивается размах изменчивости (σ и *v*) ширины сколекса и диаметра апикальной присоски.

Далее нами была предпринята попытка проанализировать зависимость морфогенеза цестод при паразитировании в различных видах и экоформах рыб-хозяев.

Изучение варибельности размеров прикрепительного аппарата, длины стробилы и количества семенников у цестод, инвазирующих ряпушку, показало, что морфогенез *P. exiguus* тесно связан с биологическими показателями рыб-хозяев. Самые крупные гельминты обнаружены в ряпушке оз. Урос (табл. 2), отличающейся наибольшими размерами, темпом роста, плодовитостью. В этом озере ряпушка в возрасте 1+ достигает в среднем 21 см длины и 102 г веса, в оз. Вендюрском — 12—13 см и 24—25 г (Потапова, 1978), в Сямозере — 10 см и 12 г соответственно (Вебер, 1962). С уменьшением средних размеров хозяев происходит адекватное изменение размеров сколекса, присосок и других параметров гельминтов. Чем резче отличаются популяции хозяев, тем более четко различаются паразитирующие в них цестоды (табл. 2). Изменчивость же в пределах одной группы хозяев выражена слабо. Низкие коэффициенты варьирования свидетельствуют о том, что популяция гельминта в отдельных водоемах представлена относительно изоморфными группами.

В современной гельминтологической литературе выделяется два основных фактора, определяющих характер морфогенеза цестод: специфичность и плотность микропопуляции (Павловский, Гнездилов, 1949; Павловский, 1948). Экспериментальное изучение полиморфизма цестод на примере *Diphyllbothrium latum* показало, что в основе действия этих факторов лежит обеспеченность пищей, которая играет определяющую роль в формировании диапазона изменчивости (Фрезе, 1977). Полученные нами данные подтверждают и дополняют это положение. Размеры *P. exiguus* находятся в прямой зависимости от хозяина. Ряпушка оз. Урос имеет высокую пищевую активность. Накормленность 3-леток в летнее время составляла 60%, в сравнении с накармливаемостью рыбы оз. Вендюрское (38%) и в Сямозере

Т а б л и ц а 2
Морфометрические показатели *P. exiguus* из ряпушки разных озер (в мкм)

Статисти- ческие показа- тели	Размер сколекса		Диаметр присосок		Число семенников	Длина стробылы (в см)
	длина	ширина	боковой	апикальной		
1. Оз. Урос						
<i>n</i>	50	50	54	50	50	160
Пределы	61.5—114	89.5—175	40—74	17.3—28.8	21—56	0.5—9.0
$\bar{X} \pm Sx$	91 ± 1.4	128 ± 1.6	55.7 ± 0.97	25.3 ± 0.49	36.4 ± 0.5	2.2 ± 0.06
σ	9.9	11.4	7.1	3.6	3.5	0.76
<i>v</i>	10.9	8.9	12.7	14.1	9.6	34.5
2. Оз. Вендюрское						
<i>n</i>	49	53	50	36	50	100
Пределы	67—95	83.3—156	39—67	16.7—27.9	20—46	0.5—5.3
$\bar{X} \pm Sx$	85.4 ± 1.09	120 ± 0.96	54.0 ± 0.49	19.5 ± 0.45	31.0 ± 0.3	1.67 ± 0.07
σ	6.9	6.98	3.8	1.4	2.13	0.72
<i>v</i>	8.0	5.8	7.12	7.4	4.6	43.1
3. Оз. Сямозеро						
<i>n</i>	25	25	25	25	25	30
Пределы	62.5—97.0	79—137	40—68.3	17.0—22.8	21—35	0.4—3.0
$\bar{X} \pm Sx$	78.8 ± 1.73	101.4—2.16	50.4 ± 0.89	18.4 ± 0.89	28.0 ± 0.2	1.07 ± 0.04
σ	8.65	10.9	4.4	4.45	1.0	0.22
<i>v</i>	10.98	10.7	8.8	24.2	4.0	20.6
$t_1 - t_2$	3.2	4.28	1.56+	8.66	9.3	5.9
$t_1 - t_3$	5.5	9.9	4.1	7.1	16.8	16.4
$t_2 - t_3$	3.24	7.9	3.53	1.1+	8.3	7.5

(23%) (Бушман, 1976). Интенсивное потребление зоопланктона, в котором копеподы составляют 10%, обеспечивает значительную инвазированность ряпушки *P. exiguus* (индекс обилия (и. о.) — 160 экз., из них 85 экз. — половозрелые цестоды). При этом гельминты уросозерской ряпушки отличаются и наибольшими показателями изучаемых признаков (табл. 2). Анализ варьирования параметров сколекса и присосок позволил отметить, что высокая плотность микропопуляции *P. exiguus* в ряпушке оз. Урос сопровождается некоторым увеличением размаха изменчивости (*v*), по сравнению с гельминтами вендюрской ряпушки. В оз. Вендюрском на кормленность ряпушки ниже, что связано с уровнем развития зоопланктона и дисперсным распределением кормовых организмов. Несмотря на то, что копеподы в рационе ряпушки составляют 40%, зараженность ее ниже, чем в оз. Урос (и. о. — 42 экз., половозрелых червей — 17 экз.). Гельминты в этом озере характеризуются меньшими размерами и минимальными значениями варьирования (табл. 2).

Условия обитания и состояние популяции ряпушки в оз. Сямозере резко отличны от описанных выше. В результате вселения и быстрого увеличения численности корюшки, стадо ряпушки стало малочисленным и представлено главным образом старовозрастными особями. Гетероморфная популяция ряпушки, вытесненная со своих мест нереста и нагула, вынуждена питаться некто- и чисто бентосными видами. И. о. микропопуляции *P. exiguus* в кишечнике ряпушки составляет 1.8 экз., в том числе половозрелых особей — 0.53 экз. Угнетенное состояние популяции хозяина, высокий гетероморфизм, по-видимому, обуславливают уменьшение размеров гельминтов и более высокую вариабельность признаков.

Цестоды из сигов изучаемых водоемов, по сравнению с протеоцефалюсами из ряпушки, отличались более крупными размерами стробилы и прикрепительного аппарата, что может быть результатом влияния вида хо-

зьяина (Аникиева, 1979). Характер морфогенеза цестод из различных экоформ сигов оказался также связанным с биоморфологическими показателями хозяев, в частности с их размерами. Так, крупные онежские сиви весом 1—4 кг и длиной 24—67 см (Титова, 1973) имели цестод с максимальной длиной (до 30 см) и более крупным прикрепительным аппаратом (табл. 3). Мелкий сямозерский сиг с предельным весом 300 г и длиной 22 см был заражен червями, длина которых не превышает 10 см. Прикрепительный аппарат этих цестод соответственно менее развит. Гельминты из сига оз. Каменного длиной 25—47 см и весом 0.2—1.3 кг занимают промежуточное положение. Коэффициенты варьирования признаков отдельных популяций цестод были невысокими (табл. 3).

Т а б л и ц а 3
Изменчивость прикрепительного аппарата *P. exiguus* из сига различных озер (в мкм)

Статистические показатели	Размеры сколекса		Диаметр присосок	
	длина	ширина	боковой	апикальной
1. Оз. Сямозеро				
<i>n</i>	50	45	52	51
Пределы	86—153	108—280	58.0—103	23.0—69
$\bar{X} \pm Sx$	102.9 ± 1.9	185 ± 5.2	90.4 ± 2.3	43.1 ± 0.72
σ	12.5	34.4	16.3	5.13
<i>v</i>	12.15	18.6	18.1	11.9
2. Оз. Каменное				
<i>n</i>	28	34	35	32
Пределы	102.6—160	177—312	62.7—131	40—97
$\bar{X} \pm Sx$	120.6 ± 1.5	237.5 ± 2.34	95.8 ± 2.03	56.1 ± 2.14
σ	7.96	13.5	12.2	12.1
<i>v</i>	6.6	5.7	12.7	21.6
3. Р. Шуя				
<i>n</i>	46	47	52	44
Пределы	97—171	160—370	74—165	34—114
$\bar{X} \pm Sx$	157 ± 3.3	296 ± 5.65	127 ± 0.95	75.5 ± 1.4
σ	22.5	39.4	6.8	9.3
<i>v</i>	14.3	13.3	5.3	12.3
$t_1 - t_2$	7.3	9.2	1.8+	5.75
$t_1 - t_3$	14.2	14.5	38.1	20.6
$t_2 - t_3$	10.1	9.6	14.7	7.6

Таким образом, проведенные исследования показали, что размеры сколекса, присосок, длина стробилы и количество семенников *P. exiguus* для вида в целом широко варьируют. Оценка изменчивости червей, паразитирующих в рыбах, сильно затруднена. Это обусловлено сложной размерно-весовой структурой стада, сменой спектра и интенсивности питания рыб с возрастом и сезоном года. Перечисленные факторы определяют процент и интенсивность заражения хозяина, морфологические особенности и характер изменчивости гельминтов.

Низкая вариабельность морфологических показателей *P. exiguus* в отдельных популяциях хозяев свидетельствует о том, что изменчивость контролируется хозяином и зависит от его биоморфологических показателей. Высокая пластичность, сочетающая популяционный изоморфизм с видовым полиморфизмом, увеличивает адаптивные возможности гельминта и обеспечивает ему успешное существование в широком круге хозяев.

Л и т е р а т у р а

- А н и к и е в а Л. В. 1979. Модификационная изменчивость цестоды *Proteocephalus exiguus*. — VII Всес. совещ. по паразитам и болезням рыб. Тез. докл. Л. : 10—11.
- Б у ш м а н Л. Г. 1976. Зоопланктон как кормовая база крупной ряпушки в озерах Вендюрской группы (южная Карелия). — Автореф. канд. дис. Петрозаводск : 1—24.
- В е б е р Д. Г. 1962. Некоторые данные о размножении ряпушки Сямозера. — Тр. Карельск. фил. АН СССР, 33 : 7—16.
- Г а г а р и н В. Г. 1972. Опыт классификации типов изменчивости гельминтов. — Тр. ВИГИС, 19 : 58—69.
- К р а с н о л о б о в а Т. А. 1975. Основные формы изменчивости у трематод (экспериментальные данные). — Тр. ГЕЛАН, 35 : 64—70.
- П а в л о в с к и й Е. Н. 1948. Руководство по паразитологии человека, т. 1. Изд-во АН СССР : 1—521.
- П а в л о в с к и й Е. Н., В. Г. Г н е з д и л о в. 1949. Фактор множественности при экспериментальном заражении лентецом широким. — ДАН СССР, 67 (4) : 755—758.
- П о т а п о в а О. И. 1978. Крупная ряпушка *Coregonus albula* (L.). «Наука» : 3—133.
- П о т а п о в а О. И., К о ж и н а Е. С., Т и т о в а В. Ф. 1968. Материалы по биологии крупной ряпушки некоторых «маточных» водоемов южной Карелии. — Тр. XII научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики, Вильнюс : 124—129.
- Р о й т м а н В. А., К а з а к о в Б. Е. 1977. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости гельминтов на примере трематод рода *Azygia*. — Тр. ГЕЛАН, 27 : 110—129.
- Р о к и т ц и й П. Ф. 1967. Биологическая статистика. Изд. 2-е. «Вышэйш. школа», Минск : 3—328.
- Т и м о ф е е в - Р е с о в с к и й Н. В., Я б л о к о в А. В., Г л о т о в Н. В. 1973. Очерк учения о популяции. «Наука» : 5—230.
- Т и т о в а В. Ф. 1973. Многоотчинковый сиг Сямозера. (Морфология, биология, перспективы использования). Петрозаводск : 3—39.
- Ф р е з е В. И. 1965. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М. «Наука» : 3—538.
- Ф р е з е В. И. 1977. Лентецы Европы (экспериментальное изучение полиморфизма). Тр. ГЕЛАН, 27 : 177—204.
- W i l l e m s e J. J. 1969. The genus *Proteocephalus* in the Netherlands. — J. Helminthol., 43 (1—2) : 207—222.

POLYMORPHISM IN PROTEOCEPHALUS EXIGUUS (CESTOIDEA: PROTEOCEPHALIDAE), A WIDE SPREAD PARASITE OF THE COREGONIDS

E. P. Ijeshko, L. V. Anikieva

S U M M A R Y

The influence of host species and its biomorphology on some features of a wide spread parasite of *Coregonus* sp. sp. was established. The formation of morphological features of cestodes is connected with a definite species or ecoform of host fishes. The differences in ecology and size of the host within a certain species are reflected in the anatomy of the parasite. It is suggested that only one species *P. exiguus* including morphologically different populations, depending on biology of the host, infects the coregonids of Karelia.